Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceae

von

Emma Jacobsson-Stiasny.

(Mit 3 Tabellen.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. Februar 1914.)

Es soll hier der Versuch gemacht werden, eine Reihe embryologischer Merkmale auf Grund eines möglichst konsequenten Vergleiches zur Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen eines Formenkreises heranzuziehen. Dies setzt naturgemäß eine außerordentliche Menge von Einzelbefunden voraus. Das für diesen Vergleich nötige Material wurde nicht durch eigene embryologische Bearbeitung der *Rosaceae* gewonnen, sondern den in der tabellarischen Übersicht angeführten Untersuchungen entnommen. Hierbei spielt Péchoutre's umfassende Darstellung der *Rosaceae* naturgemäß eine große Rolle.

Eine vergleichend-embryologische Bearbeitung eines Formenkreises, wie sie hier versucht werden soll, dürfte bisher noch nicht vorliegen. Dies mag seine Erklärung zum Teil darin finden, daß man glaubte, aus den vorliegenden Befunden noch keine weiteren Schlüsse ziehen zu dürfen. Obwohl auch für diese Arbeit ein umfassenderes Material als das vorliegende wünschenswert gewesen wäre, da sich auch hier Lücken bemerkbar machen, so schien dieser Versuch in Anbetracht dessen jetzt schon berechtigt, daß sich aus dem vorliegenden Material bereits vieles zu ergeben scheint und die bestehenden Lücken außerdem aus der beigelegten tabellarischen Übersicht ersichtlich

sind. Eine Fehlerquelle wird daher leicht aufgefunden und auf Grund neuer Befunde eine Korrektur der Resultate vorgenommen werden können. Der Versuch dürfte sogar gerade in dem momentanen, unfertigen Stadium des Befundmaterials von Wert sein, indem er einerseits deutlich zeigt, wie notwendig es ist, bestimmte Nebenmerkmale in die Beschreibungen aufzunehmen und indem er andrerseits auch das Bestehen sowie die Lage von Untersuchungslücken im Formenkreise der *Rosaceae* erkennen läßt.

Die größte Schwierigkeit bei Beginn einer solchen vergleichenden Untersuchung bietet die Wahl der dem Vergleiche unterlegten Eigenschaften. Diese Wahl ist in diesem Falle insofern erleichtert, als die sonst so notwendige und oft schwierige Scheidung von phylogenetischen und ökologischen Merkmalen hier keine so große Rolle spielt, da die betrachteten Organe, was sie eben für eine systematische Untersuchung vorzüglich geeignet macht, den direkten Einflüssen der Umgebung nur wenig ausgesetzt sind. Trotzdem ist auch hier die Wahl der Eigenschaften nicht ohne Schwierigkeit. Es handelt sich hiebei vor allem darum, aus der großen Zahl der beschriebenen Merkmale diejenigen herauszulösen, die klare Entwicklungstendenzen zum Ausdrucke bringen und von denjenigen zu unterscheiden, die bloß fluktuierende Variationen zeigen. Ferner ist es auch notwendig, die Konstanz der Merkmale, deren systematische Bedeutung man vermutet, an einem weiteren Kreis verwandter Formen zu prüfen. Es wäre gewiß eine reichliche Quelle für Fehlschlüsse, wenn man den systematischen Wert von bestimmten Merkmalen durch die Verteilung an Formen nachweisen wollte, deren phylogenetische Zusammengehörigkeit mit ihrer Hilfe vielfach erst bestimmt werden soll. Aus diesem Grunde wurden die Befunde bei den ganzen *Rosales* herbeigezogen, diejenigen Merkmale festgestellt, die innerhalb dieses Formenkreises große Konstanz aufweisen oder nur langsame Veränderungen zeigen und ihre Entwicklungstendenzen abgeleitet. Dann wurde das Verhalten dieser Merkmale, deren systematische Bedeutung sich auf diese Weise für die *Rosales* ergeben hatte, bei den *Rosaceae* verglichen.

Man war dann wohl zu der Vermutung berechtigt, daß diese Merkmale auch für diese Einzelfamilie der *Rosales* von systematischem Wert sein würden.

Hierbei mußte jedoch eine Reihe von embryologischen Merkmalen, deren Verwertung gewiß von großer Bedeutung sein dürfte, wie z. B. die Chemie der Samenanlage, die Eigenschaften des Embryos selbst, die Modifikationen der Samenhaut, die Zahl der Embryosäcke im Ovulum u. a. unberücksichtigt bleiben. Die Einbeziehung derselben wurde vor allem deshalb nicht vorgenommen, weil ein konsequenter Vergleich in vielen Fällen infolge lückenhafter Angaben nicht möglich war, zum Teil aber auch, weil der ursprüngliche Arbeitsplan dieser Untersuchung die Verwertung eines größeren Merkmalkomplexes nicht erforderte. Für spätere, im Sinne dieses Versuches unternommene Arbeiten wird sich aber außer den genannten Eigenschaften noch eine ganze Reihe weiterer günstiger Merkmale ergeben.

Die Berücksichtigung großer Merkmalkomplexe ist aber insbesondere dann geboten, wenn es sich darum handelt, die Beziehungen nahe verwandter Gattungen zu klären, da die Übereinstimmung der Formen in diesem Falle oft so weit geht, daß nur ein außerordentlich umfassendes Vergleichsmaterial zu einigermaßen befriedigenden Ergebnissen führen kann. Dagegen erscheint naturgemäß eine viel geringere Zahl von Merkmalen notwendig, wenn festgestellt werden soll, ob eine Familie oder eine Gattung in einen bestimmten Formenkreis hineingehört oder nicht.

Vor allem kommt aber den embryologischen Merkmalen die Bedeutung eines wichtigen Korrektivs zur Beurteilung der systematischen Beziehungen zu, die auf Grund anderweitiger Merkmale aufgestellt worden sind.

Trotzdem die Zahl der bei dem hier vorliegenden Versuche berücksichtigten Eigenschaften im Verhältnisse zu anderen, z. B. xylotomisch-vergleichenden Arbeiten gewiß ziemlich groß ist, war es doch nicht möglich, auf Grund derselben allein klare phylogenetische Beziehungen abzuleiten. Dies ist wohl verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die einzelnen Merkmale sich nicht immer geradlinig, sondern auch oft im Zick-

zack entwickeln. Es ist daher leicht möglich, daß Formen, die verschiedene Stufen der Entwicklungsreihe darstellen, bezüglich eines Einzelmerkmales als gleichwertig erscheinen. Dazu tritt ferner, daß innerhalb verschiedener Gruppen in der Ausbildung einzelner Merkmale die gleichen Entwicklungstendenzen auftreten können. Aus diesem Grunde würde die Betrachtung dieser Einzelmerkmale zur fälschlichen Aufstellung von Beziehungen verleiten. Es ist daher notwendig, die Möglichkeiten, die sich hier ergeben, mit Resultaten zu vergleichen, die auf Grund anderer Merkmale gewonnen wurden und die Befunde wechselseitig aneinander zu korrigieren. Als Beispiel hierfür möge folgendes dienen. Wenn die Gattung *Geum* sich, was die Ausbildung des Integumentes, die Makrosporenzahl und den Endospermgehalt bei Reife betrifft, den *Potentilleae* vollkommen anschließt, während sie darin von *Dryas* abweicht, so läßt sich auf Grund dieser Merkmale allein nicht erkennen, ob innerhalb der *Dryadeae* eine gleiche Entwicklungstendenz zu beobachten ist wie bei den *Potentilleae*, oder ob die große Verschiedenheit von *Geum* und *Dryas* durch eine fälschliche Zusammenfassung der beiden Gattungen zu erklären und *Geum* eigentlich den *Potentilleae* einzureihen ist.

Diese Frage kann nur auf Grund eines großen Merkmalkomplexes beantwortet werden. Eine so große Anzahl von Merkmalen, wie hierzu erforderlich, konnten aus den angeführten Gründen der embryologischen Literatur noch nicht entnommen werden. Es war daher notwendig, sie aus anderen Gebieten herbeizuziehen. Dies wurde in der Weise vorgenommen, daß die aus anderen Disziplinen gewonnenen Resultate direkt mit den aus dem embryologischen Vergleich abgeleiteten systematischen Vermutungen in Beziehung gesetzt wurden, da eine Kritik der ihnen zugrunde liegenden, weil ausgedehnten Gebieten entnommenen Eigenschaften nicht möglich war. Sollte es der Fall sein, daß hierbei auf Resultate Rücksicht genommen wurde, die in Zukunft eine Korrektur erfahren werden, so ist auch diese Fehlerquelle in der Literaturangabe leicht aufzufinden.

Wenn auch ein Teil der hier behandelten Merkmale bereits von Péchoutre zusammengestellt worden ist, so

handelt es sich hier keineswegs darum, eine Ergänzung seiner Darstellung auf Grund anderweitiger Befunde zu geben. Das ganze Ziel dieser Untersuchung ist anders gesteckt. Wiewohl auch Péchoutre bereits mehrfach systematische Folgerungen ableitet, so handelt es sich ihm doch vor allem um die morphologische Bearbeitung der Familie, nicht aber um die aus der Morphologie ableitbaren systematischen Konsequenzen. Als Beispiel hierfür möge es dienen, wenn Péchoutre sagt: »Les particularités morphologiques de l'ovule et de la graine des Rosacées consistent dans la présence fréquente d'un obturateur, la multiplication des cellules de l'épiderme au sommet du nucelle et la constitution d'une coiffe épidermique, la présence de plusieurs cellules axiles sousépidermiques et de plusieurs cellules mères ... la formation fréquente de plusieurs sacs embryonnaires et enfin l'existence d'un suspenseur.« Sowie Péchoutre hier das Vorkommen bestimmter Merkmale innerhalb der *Rosaceae*, nicht aber die Art ihrer Verbreitung hervorhebt, indem er nur betont, daß innerhalb der Familie Obturatoren zur Ausbildung gelangen, nicht aber, wo dieselben auftreten, und wie weit aus der Gemeinsamkeit ihres Besitzes auf eine Zusammengehörigkeit geschlossen werden kann, so ist es ihm überhaupt bei seiner ganzen Untersuchung beinahe ausschließlich um die morphologische Beschreibung der Familie zu tun. Es schien daher wohl berechtigt, in einer eigenen Untersuchung darzulegen, wie weit die bisherigen embryologischen Befunde zur Klärung der Rosaceenphylogenie verwertet werden können.

Zu diesem Zwecke ist es vor allem notwendig, die Merkmale zu besprechen, deren Vergleich zu einer Klärung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der *Rosaceae* führen soll. Gleichzeitig sollen jedoch in diesem Zusammenhange auch diejenigen Eigenschaften behandelt werden, die allen *Rosaceae* zukommen und sie gegenüber den anderen Familien der *Rosales* charakterisieren. Zu diesen Merkmalen gehört die Orientierung der Samenanlage. Während die *Nymphaeaceae, Crassulaceae, Saxifragaceae* und *Podostemonaceae* scheinbar ausnahmslos eine anatrope Orientierung besitzen, weisen die *Rosaceae* und Leguminosen diese Lage wohl noch am häufig-

sten, jedoch zum Unterschied zu den anderen Familien auch manchmal Abweichungen in semianatrop-orthotropem, respektive in campylo-amphitropem Sinne auf. Ein Überblick über die *Rosaceae* ergibt ferner, daß die *Spiraeoideae*, *Prunoideae* und *Pomoideae* in dieser Familie die anatrope Stellung noch konstant zur Ausbildung bringen und daß die Orientierungsabweichungen nur innerhalb der *Rosoideae* auftreten. Die Vermutung dürfte daher berechtigt erscheinen, daß in Anbetracht der weitgehenden Konstanz dieses Merkmales den Abweichungen in der Orientierung des Ovulums eine systematische Bedeutung als Einzelmerkmal in einer größeren Reihe von Eigenschaften zukomme.

Was die Umhüllung des Ovulums betrifft, so findet sich bei den *Nymphaeaceae*, *Crassulaceae* und *Podostemonaceae* ausnahmslos die Zweizahl der Integumente, während bei einzelnen *Saxifragaceae*, ferner bei manchen Lupinen und den *Potentilleae* inklusive *Geum* und *Alchimilla* nur ein einziges Integument auftritt. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß bei der hier verwerteten Terminologie vor allem auf die Art der Entwicklung Rücksicht genommen wurde. Obwohl nämlich das einfache Integument vieler *Rosaceae* entweder ein einziges der beiden ursprünglichen Integumente oder ihr Verwachsungsprodukt darstellt, so wurde hier der größeren Klarheit wegen das Verwachsungsprodukt nicht als einfaches Integument bezeichnet, sondern als Konkreszenz den freien Integumenten gegenübergestellt. Wenn es auch nicht berechtigt ist, hier scharfe Grenzen zu ziehen, da Péchoutre bereits klargelegt hat, daß die verschiedenen Formen der Integumente bei den *Rosaceae* nur von der relativen Lage der Initialen abhängig und durch Übergänge miteinander verbunden sind, so dürfte diesem Merkmale trotzdem ein systematischer Wert nicht abzusprechen sein. Es muß z. B. gewiß auffällig erscheinen, daß zwei Gattungen unter den *Dryadeae* zusammengefaßt wurden, die gleichsam äußerste Grenzfälle der hier möglichen Modifikationen darstellen, indem die eine von ihnen zwei freie, die andere nur ein einziges Integument ausbildet. Da sich ein gleiches Verhalten wie bei *Geum* innerhalb der *Rosaceae* nur bei den *Potentilleae* und

bei *Alchimilla* findet, mit welchen diese Gattung auch auf Grund anderer Merkmale eine große Übereinstimmung zeigt, so bildet dies ein neues Argument für das Bestehen einer solchen Verwandtschaft.

Allein nicht nur die Zahl der Integumente selbst, auch die Zahl ihrer Schichten dürfte von systematischem Wert sein. Da die Integumente bis auf die Verstärkung an der Mikropyle zumeist ihrer ganzen Länge nach die gleiche Dicke zeigen, bereitet ein diesbezüglicher Vergleich keine Schwierigkeit. Derselbe ergibt, daß die Integumente der *Crassulaceae, Saxifragaceae* und *Podostemonaceae* konstant zwei bis drei Schichten aufweisen, daß sie dagegen bei den meisten *Rosoideae,* insbesondere aber bei den *Kerrieae* eine Dickenzunahme zeigen, bei den *Pomoideae* und *Prunoideae* sogar eine Mächtigkeit von vierzehn Schichten erreichen können. Dieses Merkmal dürfte sich daher, natürlich nur in Verbindung mit zahlreichen anderen, für systematische Zwecke verwenden lassen.

Auffallend erscheint ferner die Ausbildung des Archespors. Während dasselbe bei allen *Nymphaeaceae, Crassulaceae, Leguminosae* und *Podostemonaceae* ausnahmslos einzellig ist, besitzen manche *Saxifragaceae* ein einzelliges, andere ein vielzelliges, die *Rosaceae* bereits ausnahmslos ein vielzelliges Archespor. Dieses innerhalb großer Formenkreise ganz merkwürdig konstante Verhalten in der Ausbildung dieses Gewebes ist auch anderweitig bereits festgestellt und daran die Frage geknüpft worden, welche Form des Archespors, ob die ein- oder vielzellige die ursprüngliche sei. Die Verhältnisse bei den Leguminosen dürften jedoch ergeben, daß dieses Merkmal keine Entwicklung in gerader Linie durchmacht, da, wie bereits auseinandergesetzt, die *Nymphaeaceae* einerseits im Gegensatze zu den *Hamamelidaceae* ein einzelliges, einige *Saxifragaceae* und alle *Rosaceae* ein vielzelliges, die *Leguminosae* dagegen wieder ein einzelliges Archespor aufweisen.

Das Archespor der *Rosaceae* gliedert gegen die Mikropyle zu zahlreiche Tapetenzellen ab; ob dieselben Tochter- oder Enkelzellen des Archesporgewebes darstellen, wurde bei

diesem Vergleiche nicht berücksichtigt. Hervorgehoben muß jedoch werden, daß diese Zahl von Tapetenzellen bei den *Rosaceae* ungleich größer ist als bei den anderen *Rosales*. Da auch die Epidermis des Nucellus eine besondere Mächtigkeit erreicht, so erscheint der Embryosack tief im Nucellus eingesenkt. Im Gegensatz zu den *Rosaceae* dürfte innerhalb der *Saxifragaceae* eine Reduktion des Tapetums stattfinden, so daß dieses Gewebe als letzte Konsequenz der hier scheinbar herrschenden Entwicklungstendenz bei den *Podostemonaceae* überhaupt nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

Das Archespor schnürt gegen die Chalaza zu eine oder mehrere Makrosporenmutterzellen ab. Aus diesen Makrosporenmutterzellen, deren Weiterentwicklung nicht immer auf eine einzige beschränkt ist, gehen bei den *Rosaceae* zumeist vier, oft auch nur drei Makrosporen hervor; dagegen tritt bei den *Roseae* eine in diesem Formenkreis einzigartige Zunahme der Teilungsfähigkeit auf, die zur Ausbildung von fünf bis sechs Makrosporen führt. Die Zusammenstellung der für die anderen *Rosales* vorliegenden Befunde ergibt, daß sowohl für die *Nymphaeaceae* als auch für die *Crassulaceae* das Auftreten einer Tetrade konstant ist, daß bei den *Saxifragaceae* dagegen ebenso wie bei den *Leguminosae* noch alle Stufen der Reduktion bis zur unmittelbaren Umwandlung der Makrosporenmutterzelle in den Embryosack beobachtet wurden, während die *Podostemonaceae* bereits ausnahmslos dieses Verhalten zeigen. Es dürften sich also auch in der Verteilung dieses Merkmales bestimmte Entwicklungstendenzen erkennen lassen, die im allgemeinen zu einer Reduktion, bei manchen *Rosaceae* dagegen auch zu einer Zunahme der Zellteilung führen.

Während sich bei den *Nymphaeaceae* und *Crassulaceae* ausnahmslos die unterste Makrospore zum Embryosack umbildet, kann bei den *Rosaceae* auch die oberste, eine andere oder auch mehrere der Makrosporen, die ihrerseits wieder von einer einzigen oder von verschiedenen Archesporzellen stammen, diese Entwicklung zeigen. Wenn Péchoutre betont, daß sich die Art der Embryosackentwicklung rein mechanisch

erklärt, indem »les cellules prédestinées ne semblent obéir qu'à des causes d'ordre purement mécaniques; celles qui par suite des hasards d'ordre purement mécaniques se trouvent superieures en taille ou moins gênées dans leur développement sont celles qui se transforment en sacs embryonnaires«, so muß betont werden, daß diese als zufällig bezeichnete große Mannigfaltigkeit sich nur bei den *Rosaceae* findet und für sie daher charakteristisch ist.

Diese Aktivität mehrerer Makrosporen steht vielleicht mit der erhöhten Teilungsfähigkeit der ganzen Nucellarcalotte in Beziehung, die sich auch in einer besonderen Zunahme der Epidermisschichten, in der Ausbildung eines vielzelligen Archespors und der erhöhten Makrosporenzahl bei den *Roseae* ausdrückt.

Die folgenden Entwicklungsstadien der Makrospore wurden nicht zum Vergleiche herbeigezogen. Es wurde nur festgestellt, daß die Antipoden bei den *Rosales* mit Ausnahme einiger *Accacieae* nur eine geringe Größe zeigen und allgemein frühzeitig verschwinden dürften, so daß sie zur Zeit der Befruchtung meist nicht mehr aufgefunden werden können. Eine Weiterentwicklung derselben ist jedenfalls bisher nicht beobachtet worden. Die Ausbildung eines Antipodalkerns bei den *Podostemonaceae* erscheint daher als letzte Konsequenz einer innerhalb dieses Formenkreises herrschenden allgemeinen Rückbildungstendenz.

Der Embryosack zeigt bei allen *Nymphaeaceae*, *Crassulaceae*, den *Rosaceae* und *Leguminosae* ein ganz außerordentliches Längenwachstum auf Kosten des nucellaren Leitgewebes. Während in diesem Zweige der Verwandtschaftsreihe daher eine allgemeine Förderung der Makrospore festzustellen ist, dürfte bei manchen *Saxifragaceae* auch bereits eine Abnahme der Längsstreckung auftreten, die bei den *Podostemonaceae* zu einer ganz ungewöhnlichen Verkürzung führt. Die Vermutung, daß dieser besonderen Längenentwicklung des Embryosackes bei einzelnen Familien dieses Formenkreises eine ernährungsphysiologische Bedeutung im Sinne der Nährstoffaufnahme und Leitung zukomme, wird durch

weitere Merkmale der Makrospore gestützt, die ebenfalls auf eine haustorielle Funktion schließen lassen.

Das Endosperm, das bei den *Nymphaeaceae*, einigen *Crassulaceae* und bei *Saxifraga granulata* unter den *Saxifragaceae* mit Zellteilung beginnt, tritt bei den *Rosaceae* und *Leguminosae* nur mehr als nuklearer Wandbelag auf, ein Verhalten, das schon von Hofmeister gegenüber der Ausbildung zellularen Endosperms als Reduktion bezeichnet wurde. Während jedoch bei vielen *Nymphaeaceae* und einigen *Crassulaceae* die untere endospermale Zellkammer keine weiteren Teilungen zeigt, sondern zu einem mächtigen Haustorium heranwächst, gelangt innerhalb der *Rosaceae* und *Leguminosae* ein funktionell gleichwertiges Organ der Reduktion des Endosperms entsprechend auf ganz andere Weise zur Entwicklung, indem die Abgliederung dieses basalen Makrosporenteiles bei *Phaseolus vulgaris* durch eine ganz merkwürdige Anordnung membrandünner Endospermzellen, bei den *Pomoideae* und *Prunoideae* durch eine hantelförmige Einschnürung im medianen Teile der Makrospore erfolgt. Während sich diese Hantelform jedoch innerhalb der *Pomoideae* nur bei einzelnen Vertretern und auch hier nur vorübergehend findet, in einem späteren Stadium aber durch das in der ganzen Makrospore auftretende Endospermgewebe ausgeglichen wird, weist der Embryosack der *Prunoideae* diese Form ausnahmslos, und zwar in allen Stadien auf, da das endospermale Gewebe hier nur in der oberen Ausbuchtung, und zwar auch hier oftmals, insbesondere bei *Prunus Armoniaca*, nur in wenigen Zellen auftritt. Eine ähnliche, jedoch schwach entwickelte Hantelform wurde von Went innerhalb der *Rosaceae* sonst nur bei *Agrimonia eupatoria* beobachtet. Während Went jedoch auf Grund der Makrosporenform bloß eine einzige von den *Spiraeoideae* zu den *Prunoideae* reichende gerade Entwicklungsreihe feststellen wollte, ergibt der Vergleich embryologischer und morphologischer Merkmale, daß wir es hier nicht mit einer einfachen Formenreihe zu tun haben, sondern daß von den *Spiraeoideae* zwei Zweige entspringen, von welchen nur der eine, der die *Pomoideae* und *Prunoideae* umfaßt, durch das häufige Auftreten der

Hantelform charakterisiert ist. Damit findet die auch von Péchoutre beschriebene mediane Einschnürung an der Makrospore von *Agrimonia* freilich keine Erklärung; allein dieses isolierte und andeutungsweise Vorkommen kann wohl kaum als Einwand gegen die hier geäußerte Auffassung angesehen werden.

Wenn Went ferner, was die Rückbildung der Endospermmenge betrifft, eine von den *Spiraeoideae* zu den *Prunoideae* reichende Reihe feststellen wollte, so muß auch in dieser Hinsicht ein von dem seinigen abweichender Standpunkt eingenommen werden. Es erscheint zur Klärung der Frage vor allem auch wichtig, zwischen räumlicher und zeitlicher Reduktion zu unterscheiden. Während das Endosperm bei den *Rosoideae*, *Spiraeoideae* und *Pomoideae* in der ganzen Makrospore zur Wandbildung gelangt, ist die Entwicklung zellularen Endosperms bei den *Prunoideae* auf die obere Ausbuchtung des hantelförmigen Embryosackes beschränkt. Was seine Verteilung im Reifestadium anbelangt, finden sich jedoch ganz andere Verhältnisse.

Während sich bei allen *Spiraeoideae*, manchen *Prunoideae* und bei den *Roseae*, *Sanguisorbeae* und *Potentilleae* unter den *Rosoideae* bloß eine einzige Zellschichte findet, ist das Endosperm bei den *Rubinae*, *Dryadinae*, den *Pomoideae* und einer Gruppe der *Prunoideae* im Reifestadium stets in großer Menge vorhanden und kann auch eine über zwanzig Zellschichten hinausgehende Mächtigkeit aufweisen. Die *Rosaceae* stellen also nicht, wie Went meinte, eine einzige Reihe der Reduktion des Endosperms dar. Wir haben es vielmehr mit recht komplizierten Verhältnissen zu tun, indem die Formen mit räumlicher Reduktion dieses Gewebes oftmals eine besondere Mächtigkeit desselben im Reifestadium aufweisen. Jedenfalls dürfte aber ein Vergleich dieser Verhältnisse zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen von großem Werte sein.

Wenn jedoch Péchoutre behauptet, daß es sich zu ergeben scheint, daß die *Rosaceae* von Formen abstammen, die im Reifestadium Endosperm besitzen, so bedarf diese Be-

hauptung wohl einer Nachprüfung. Ein Vergleich der Befunde zeigt nun, daß die *Nymphaeaceae* im Reifestadium wohl stets Endosperm aufweisen dürften, daß dagegen die wenigen diesbezüglich untersuchten *Crassulaceae* und manche *Saxifragaceae* dieses Gewebe bei Samenreife nicht mehr aufweisen. Es läßt sich daher augenblicklich noch nicht aussagen, ob die *Rosaceae* von Formen abstammen, die dieses Gewebe im Reifestadium besessen haben oder nicht. Jedenfalls muß aber das Auftreten eines mächtigen Endosperms im reifen Samen der *Prunoideae* oder der *Kerrieae* und anderer *Rosoideae* dem Verhalten der *Spiraeoideae* gegenüber als sekundäre Rückschlagsbildung und nicht, wie Péchoutre es trotz seiner eigenen Befunde merkwürdigerweise tut, als Zeichen von Anciennität angesehen werden.

Während sich, wie der Vergleich ergibt, im Reifestadium der *Rosaceae* noch häufig Endosperm findet, ist der Nucellus bei den ganzen *Spiraeoideae*, allen *Rosoideae* und *Prunoideae* zu diesem Zeitpunkte bereits ausnahmslos verschwunden und unter allen *Rosaceae* überhaupt nur bei den *Pomoideae* in mehr oder minder großer Menge erhalten. Da sich auch im reifen Samen der *Nymphaeaceae* ein Perisperm noch häufig findet, so muß das Vorkommen von Nucellargewebe im Reifestadium der *Pomoideae* den *Spiraeoideae* gegenüber als sekundäre Verstärkung dieses Gewebes aufgefaßt werden.

Es soll in diesem Zusammenhange auch hervorgehoben werden, daß bei den *Rosaceae* ebenso wie bei anderen *Rosales* ein stark lichtbrechendes Häutchen die Grenze zwischen Integumenten und Nucellargewebe bilde. Während diese Cuticula jedoch von Péchoutre als Außenwand der Nucellarepidermis aufgefaßt wurde, scheint sie auch bei den *Rosaceae* ebenso wie bei den *Crassulaceae* und, wie Werner nachgewiesen hat, bei den *Podostemonaceae* die Außenwand des inneren Integumentes darzustellen.

Die *Rosaceae* bringen ferner ausnahmslos einen Suspensor zur Ausbildung. Während dieses Organ jedoch bei manchen *Papilionaceae* eine ganz außerordentliche Größe erreicht und auch bei manchen *Crassulaceae*, *Ribesioideae*



Tabelle I. Übersicht über die Verteilung der verwendeten Merkmale.

	I. Spiraeoideae		II. Pomoideae		III. Rosoideae								IV. Prunoideae	
						Potentilleae				*Sanguisorbeae*				
								Dryadinae						
	Quillajeae	*Spiraeoideae*	A) *Cotoneaster* *Mespilus* *Crataegus*	B) *Pirus*	*Kerrieae*	*Rubinae*	*Potentillinae*	*Dryas*	*Geum*		*Alchimilla*	*Roseae*	*Prunus Armeniaca* » *Persica* » *communis*	*Prunus Cerasus* » *Mahaleb* » *spinosa* » *avium*
Zahl der Int.	2 (frei)	2 (frei oder konkresz.)	2	2	2 (konkresz.)	2 (konkresz.)	1 Int. = I. e.	2	1 Int. = I. e.	2 (konkresz.)	1 Int. = I. e.	2 (konkresz.)	2 (sehr nahe, aber nicht konkresz.)	2 (konkresz.)
Schichtzahl der Int. I. e.	I. e. 3—5	I. e. 3	I. e. 5	I. e. 5—14	I. e. 4—8	I. e. 4	I. e. 4	I. e. 4	I. e. 4	I. e. 4	I. e. 4	I. e. 4	I. e. 7—8	I. e. 3—8
Schichtzahl der Int. I. i.	I. i. 4	I. i. 2	I. i. 3	I. i. 3—5	I. i. 2—4	I. i. 2		I. i. 3		I. i. 2—4		I. i. 2—4	I. i. 4—6	I. i. 2—4
Zahl der Arch.-Zellen	?	3—4	∞	∞	∞	∞	3—4	∞	∞	∞	∞	∞	∞	∞
Zahl der Tap.-Zellen	?	∞	∞	2	∞	∞	∞	∞	∞	∞	∞	∞	∞	∞
Zahl der MMZ.	?	2	∞	∞	∞	∞	∞	?	?	∞	∞	∞	∞	∞
Zahl der Msp.	?	3 (alle, unterste)	3 (unterste)	4, 3 (unterste)	3 (unterste oder oberste)	4 (jede, meist die unterste)	3 (unterste oder mehrere)	?	3 (jede, meist die unterste)	4, 3 (alle, meist die unterste)	—3, (alle)	4—6 (oberste oder alle)	3 (alle, unterste)	3
Obturator	?	vorhanden	vorhanden	vorhanden	0	0	0	0	0	0	0	0	vorhanden	vorhanden
Endosp. wird zellular	?	im ganzen Sack	im ganzen oder beinahe im ganzen Sack	nur im oberen Teil	im ganzen Sack	im ganzen Sack	im ganzen Sack	im ganzen Sack		im ganzen oder fast im ganzen Sack		im ganzen Sack	nur im oberen Teil	nur im oberen Teil
Endosp. bei Reife	1 Schicht	1 Schicht	∞ : 8—16	2—4	18—20	6	1	7—8	1	1	1	1	1	11 Schichten, auch mehr
Nuc. bei Reife	0	0	Reste	Reste	0	0	0	0 0	0	0	0	0	0	0
Suspensor	?	fadenförmig	kurz	fadenförmig	kurz	fadenförmig	fadenförmig	?		fadenförmig		fadenförmig	kurz, massig	kurz
Orientierung der Samenanlage	?	anatrop	anatrop	anatrop	semianatrop	anatrop	fast ganz anatrop, semianatrop	unvollständig anatrop	anatrop	anatrop	semianatrop	anatrop	anatrop	anatrop
Form des Embryo		oval		hantelförmig	oval	oval	oval	oval		oval		oval	hantelförmig	oval

und *Podostemonaceae* zu einem Haustorium entwickelt ist, weist es bei den *Rosaceae* stets nur mäßige Dimensionen auf. Der Suspensor erscheint zumeist fadenförmig entwickelt, bei den Pomoideen, den *Prunoideae* und den naheverwandten *Kerrieae* jedoch besonders kurz.

Von außerordentlicher Bedeutung für systematische Zwecke dürfte hier ferner auch die Verbreitung des Obturators sein. Derselbe ist bisher im ganzen Formenkreise der Rosalen nur bei den *Rosaceae* und unter diesen nur bei einzelnen *Spiraeoideae*, ferner bei allen *Pomoideae* und *Prunoideae* beobachtet worden, während er den *Rosoideae* wieder vollkommen fehlt. Es drückt sich daher in der Verbreitung dieses Organes deutlich die Zusammengehörigkeit der *Pomoideae* und *Prunoideae* einerseits und der gesamten *Rosoideae* andrerseits aus.

Es soll nun im folgenden der Versuch gemacht werden, die hier besprochenen embryologischen Merkmale zur Klärung der Rosaceenphylogenie in Anwendung zu bringen (siehe Tabelle).[1]

Die ***Spiraeoideae,*** die nach Prodinger in der Ausbildung des Wurzelperiderms sehr mannigfaltig erscheinen und bei einzelnen Vertretern bereits selbst alle diesbezüglichen Merkmale ihrer Deszendenten umfassen, sind in embryologischer Hinsicht ziemlich gleichartig gebaut. Allen ist ein mehrzelliges Archesporgewebe gemeinsam, das nach oben ein vielzelliges Tapetum, nach unten einige Makrosporenmutter-

---

[1] Es bedeutet:

Int. = Integumente.
Arch. = Archespor.
Tap. = Tapetum.
MMZ. = Makrosporenmutterzelle.
Msp. = Makrosporen.
I. e. = Integumentum externum.
I. i. = Integumentum internum.
Konkresz. = Konkreszent.
Endosp. = Endosperm.
Nuc. = Nucellus.

zellen abschnürt. Aus diesen gehen, soweit bisher beobachtet, stets nur drei Makrosporen hervor.

Von diesen Makrosporen hat nicht nur die unterste, wie bei den *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*, sondern auch jede andere die Fähigkeit, sich zum Embryosack umzuwandeln. Derselbe besitzt zur Zeit seiner vollen Entwicklung die Form eines außerordentlich langgestreckten Ellipsoids. Das als nuklearer Wandbelag auftretende Endosperm gelangt in der ganzen Makrospore zur Wandbildung, ist aber im Reifestadium nur mehr in einer einzigen Zellschicht vertreten. Zu diesem Zeitpunkt ist der Nucellus bereits vollkommen verschwunden. Was die Schichtenzahl der Integumente betrifft, so scheint für das äußere die Dreizahl, für das innere die Zweizahl konstant zu sein. Während die *Spiraeoideae* in der Ausbildung dieser Merkmale sehr einheitlich erscheinen, zeigen sie, wie auch Péchoutre hervorhebt, insofern eine Mannigfaltigkeit, als die beiden Integumente entweder voneinander getrennt oder konkreszent auftreten können. Ferner zeigt sich eine bemerkenswerte Differenzierung bei ihnen vor allem auch darin, daß einzelne ihrer Vertreter, was gegenüber den *Nymphaeaceae, Crassulaceae* und *Saxifragaceae* augenscheinlich als Neuschöpfung erscheint, einen Obturator ausbilden, während er anderen Formen fehlt.

Die systematische Umgrenzung der *Spiraeoideae* ist verschieden vorgenommen worden. Während De Candolle, Focke und Wettstein nur die *Quillajeae* mit ihnen vereinigen, wurden sowohl von Baillon als auch von Bentham und Hooker auch die *Kerrieae* zu ihnen gestellt. Dieser Einordnung der *Kerrieae* dürften jedoch die embryologischen Befunde widersprechen. Als wichtigstes Argument muß hierbei angeführt werden, daß sowohl *Kerria* als auch *Rhodotypus* im Reifestadium ein mächtiges, bis zu zwanzig Zellschichten umfassendes Endosperm aufweisen, während die reifen Samen der *Quillajeae* und der anderen *Spiraeaceae* dieses Gewebe konstant nur in einer einzigen Zellage enthalten. Embryologisch sind die *Quillajeae* bisher noch zu wenig untersucht, so daß es nicht möglich ist, auf Grund

dieser Befunde zu bestimmen, ob ihnen im Sinne Bentham und Hooker's und Baillon's eine selbständigere Stellung zukommt, oder ob eine nähere Einbeziehung, wie De Candolle und Focke sie vornehmen, am Platze ist. Wenn Prodinger auf Grund der Ausbildung des Wurzelperiderms eine Abstammung dieser Gruppe von *Neillia* vermutet, so würde die Tatsache, daß sowohl die *Quillajeae* als auch diese Gattung der *Spiraeaceae* zwei freie Integumente zeigen, nur zugunsten dieser Vermutung sprechen. Doch kann ein einziges solches Merkmal selbstverständlich zu keiner Schlußfolgerung berechtigen. Wenn es auch näher liegt, anzunehmen, daß die *Quillajeae* ebenso wie die von ihnen abgeleiteten, mit ihnen hierin übereinstimmenden *Pomoideae* sich an solche *Spiraeaceae* anschließen, die ebenfalls zwei freie Integumente ausbilden, so wäre es trotzdem auch denkbar, daß die bei einer Reihe von *Spiraeaceae* erfolgte gegenseitige Annäherung der Integumentinitialen, welche die Konkreszenz veranlaßt, bei einzelnen Abkömmlingen wieder verschwindet, so daß bei ihnen als abgeleitetes Merkmal die Ausbildung zweier Integumente wieder auftritt. Es wäre daher auch möglich, daß die *Quillajeae*, respektive die *Pomoideae* sich an Spireengattungen mit konkreszenten Integumenten anschließen. Vor Zuziehung einer Reihe weiterer Merkmale kann man hierin jedoch nicht zu irgend welcher Klarheit gelangen.

Ebenso schwierig wie die Frage nach dem Anschlusse der *Quillajeae* ist die Klärung der Beziehungen der *Spiraeoideae* zu den *Rosoideae*. Auf Grund der bisherigen embryologischen Befunde läßt es sich nicht feststellen, ob wir es hier mit einer polyphyletischen Entwicklung zu tun haben, ob die *Dryadeae* z. B. von einer mit zwei freien Integumenten ausgestatteten Spiree, die anderen hingegen von konkreszenten Formen abstammen oder ob wir es mit einer monophyletischen Entwicklung von einer gemeinsamen Ausgangsform zu tun haben. In diesem Falle stünde jedoch auch noch die Frage offen, ob die Ausgangsform freie oder verwachsene Integumente aufwies, ob die Ausbildung zweier freier Integumente bei den *Dryadinae* einen Rückschlag oder die Konkreszenz bei den anderen eine selbständige Weiter-

entwicklung darstellt. Von Bedeutung zur Lösung dieser Frage könnte in Anbetracht der sonst so seltenen Ausbildung dieses Organs die Verbreitung des Obturators sein, der den *Rosoideae* stets zu fehlen scheint, von Péchoutre dagegen bei allen *Pomoideae* und *Prunoideae* gefunden wurde. Ein genauer Einblick in die Verbreitung dieses Organs unter den *Spiraeoideae* wäre in Verbindung mit weiteren Merkmalen wohl geeignet, ein Bild davon zu geben, wie die drei anderen Familien der *Rosaceae* sich von den *Spiraeoideae* ableiten lassen.

Den ***Pomoideae*** ist der Besitz zweier freier Integumente gemeinsam. Sie weisen ferner stets zahlreiche Archesporzellen auf, von denen mehrere sich weiter entwickeln, indem sie nach oben ein mehrzelliges Tapetum, nach unten eine Makrosporenmutterzelle abgliedern. Aus dieser letzteren gehen, soweit bisher beobachtet, bei *Cydonia, Eriobotrya, Mespilus* und *Crataegus* nur drei, bei *Pirus* dagegen vier Makrosporen hervor.

Von diesen Makrosporen dürfte sich zumeist die unterste zum Embryosack umbilden, bisher ist jedesfalls nur bei *Eriobotrya* die fakultative Weiterentwicklung der mittleren beobachtet worden. Die Form des Embryosackes ist verschieden, sie erscheint entweder einfach oval oder hantelförmig, wie bei *Mespilus germanica, Malus cerasifera* und *domestica, Cydonia oblongata* und *Pirus communis.* Das als nuclearer Wandbelag auftretende Endosperm gelangt entweder im ganzen Embryosack oder, wie Osterwalder es bei *Pirus* beobachtet hat, nur im oberen Teil zur Zellwandbildung. Im Reifestadium ist dasselbe stets in größerer Menge, auch in einer Mächtigkeit von sechzehn Schichten vorhanden. Während der Heranreifung des Endosperms dürfte die Makrospore ihre Hantelform stets verlieren und eine rein ovale Gestalt annehmen. Ein auffallendes Charakteristicum der *Pomoideae* gegenüber allen anderen *Rosaceae* bildet ferner das Vorkommen von Nucellusresten im reifen Samen. Dies erscheint deshalb als Rückschag im Sinne der *Nymphaeaceae*-Stammformen, weil dieses Gewebe bei den *Crassulaceae* und *Saxifragaceae* fehlt. Den *Pomoideae* dürfte auch die Ausbildung eines kräftigen

Obturators gemeinsam sein, wie er sich sonst innerhalb der *Rosaceae* bei den *Prunoideae* und in bisher unbekanntem Umfange, jedoch gewiß nicht allgemein verbreitet, bei den *Spiraeoideae* findet. Innerhalb der bisher untersuchten *Pomoideae* scheint der Gattung *Pirus* eine größere Selbständigkeit zuzukommen, da dieselbe im Verhältnis zu den *Spiraeoideae* und den anderen *Pomoideae* eine ganz bedeutende Vermehrung der Integumentschichten, ferner eine ausgesprochene Hantelform der Makrospore und im Reifestadium eine viel geringere Mächtigkeit des Endosperms aufweist. Diese Gattung besitzt auch gegenüber *Cotoneaster, Mespilus* und *Crataegus* einen viel längeren fadenförmigen Suspensor.

Focke hat auf die nahe Beziehung der *Pomoideae* zu den *Spiraeoideae* hingewiesen und behauptet, daß die *Pomoideae* als eine Abzweigung der *Spiraeoideae* aufgefaßt werden können. Prodinger fand diese auf den Vergleich morphologischer Merkmale fußende Vermutung durch die Ausbildung des Wurzelperiderms bestätigt.

Wenn man die embryologischen Merkmale zur Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen heranzieht, so erscheint vor allem das Vorkommen des Obturators bedeutungsvoll. Man muß wohl annehmen, daß die *Pomoideae* von Formen abstammen, die dieses Organ bereits besitzen, da es sehr unwahrscheinlich ist, daß eine solche Bildung bei ihrem ersten, isolierten Auftauchen innerhalb eines Formenkreises sofort konstant in einer ganzen Familie auftreten wird. Die Ausbildung zweier freier Integumente dürfte die schon von Schnitzlein vermutete nähere Verwandtschaft der *Pomoideae* mit den *Quillajeae* bestätigen. Die oft hantelförmige Gestalt des Embryosackes, die einer besonderen Differenzierung der bei allen *Rosaceae* ungewöhnlich langen, wohl als Haustorium zu bezeichnenden Makrospore im Sinne der Nährstoffaufnahme aus dem Nucellus und der Fortleitung desselben entspricht und die von Osterwalder beobachtete Reduktion der Wandbildung auf die obere Ausbuchtung, charakterisieren die abgeleitete Stellung der Familie. Das Vorkommen von Nucellarresten und zahlreichen Endospermschichten bei Samenreife

erscheint in Anbetracht des Fehlens dieser Gewebe bei den *Spiraeoideae* als sekundäre Rückschlagsbildungen im Sinne der Nymphaeaceenstammformen.

Eine auffallende Verwandtschaft zeigt sich ferner auf Grund der hier behandelten Merkmale auch zwischen den *Pomoideae* und den *Prunoideae*. Dies kommt vor allem im gemeinsamen Besitz eines Obturators und in dem Vorkommen eines hantelförmigen Embryosackes zum Ausdruck, dessen endospermale Gewebebildung auf die obere Ausbuchtung beschränkt ist. Eine Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den einzelnen Gattungen der *Pomoideae* konnte nicht erzielt werden. Zur Charakterisierung der Beziehungen so nahe verwandter Formen kann nur die Anwendung einer außerordentlich großen Zahl von Merkmalen führen, die eine stete Korrektur der aus Einzelmerkmalen gezogenen Schlüsse möglich macht.

Die ***Prunoideae*** stimmen mit den *Pomoideae* in der Ausbildung eines Obturators überein. Sie zeigen ferner die bei den *Pomoideae* verbreitete Hantelform des Embryosackes allgemein verbreitet. Wandbildung weisen sie überhaupt nur im Endosperm der oberen Kammer, und zwar auch hier z. B. bei *Prunus armeniaca* nur in sehr beschränktem Maße auf. Während die Zellwandbildung im Endosperm bei ihnen auf diese Weise eine räumliche Einschränkung erfährt, erscheint dieses Gewebe, was seine Lebensdauer betrifft, gegenüber den *Spiraeoideae* ganz außerordentlich gefördert, da manche Formen, wie *Prunus Cerasus*, *Prunus Mahaleb* und *Prunus spinosa*, im Reifestadium mehr als elf Endospermschichten enthalten. Man kann daher bei ihnen gegenüber den *Spiraeoideae* nicht von einer Reduktion des Endosperms sprechen, sondern muß die Einschränkung in der Gewebebildung mit der zunehmenden Differenzierung der Makrospore zu einem Haustorium in Verbindung bringen, deren unterer Teil auf diese Weise überhaupt nur mehr der Nährstoffaufnahme und -leitung dient. Die Integumente erscheinen entweder noch frei oder entsprechend dieser bei den *Rosaceae* vielfach auftretenden Tendenz bereits verwachsen. Wie alle *Rosaceae* weisen auch sie ein mehrzelliges Archespor auf, von welchem sich entweder zahlreiche oder nur eine einzige

Makrosporenmutterzelle ausbildet, die ihrerseits ebenso wie bei den *Pomoideae* keine Tetrade, sondern nur drei Makrosporen liefert. Die Weiterentwicklung dieser Makrosporen erscheint hier nicht auf die unterste beschränkt. Der Suspensor ist so kurz wie sonst nur bei den *Pomoideae* und den *Kerrieae*. Innerhalb der *Pomoideae* lassen sich, was die Ausbildung der Integumente und das Vorkommen von Endosperm bei Samenreife betrifft, zwei Gruppen unterscheiden, indem *Prunus Armeniaca, Persica* und *communis* zwei einander stark genäherte, aber nicht konkreszente Integumente mit einer stärkeren Vermehrung der Schichtenzahl ausbilden, im Reifestadium dagegen nur eine einzige Endospermschichte aufweisen, während *Prunus spinosa, Cerasus, Mahaleb* und *avium* dagegen zwei konkreszente Integumente mit geringerer Vermehrung der Schichten, dagegen eine große, die Mächtigkeit von elf Schichten überschreitende Endospermmenge bei Samenreife besitzen.

Die ***Prunoideae*** zeigen, wie Focke hervorhebt, so nahe Beziehungen zu den *Spiraeoideae*, daß sie sehr wohl als Abzweigungen derselben aufgefaßt werden können. Diese Beziehung kommt embryologisch in dem gemeinsamen Besitz eines Obturators und in der bei den Pomoideen häufigen, für die *Prunoideae* allgemein charakteristischen Hantelform des Embryosackes zum Ausdruck. Was die Ausbildung der Makrospore betrifft, zeigt sich jedoch bei diesen beiden Unterfamilien insofern ein Unterschied, als die hantelförmige Gestalt bei den *Prunoideae* im Laufe der ganzen Entwicklung erhalten bleibt, während das auftretende Endospermgewebe bei den Pomoideen eine Umgestaltung zu einem Ellipsoid veranlaßt. Auf diese Weise schließen sich die *Pomoideae* in einem späteren Stadium, was die Gestalt des Embryosackes betrifft, ihren Ausgangsformen wieder an, die *Prunoideae* dagegen lassen eine Fixierung und Weiterbildung dieses Merkmales beobachten.

In der Ausbildung des Archespors, der Makrosporenmutterzelle und der Zahl der Makrosporen stimmen die beiden Familien überein. Sie verhalten sich dagegen insofern sehr verschieden, als die einen im Reifestadium stets, die

anderen dagegen niemals Nucellusreste aufweisen. Was die beiden Gruppen betrifft, die sich auf Grund der Endospermmenge und der Integumente innerhalb der *Prunoideae* zu ergeben scheinen, so dürften sie Parallelreihen darstellen, da sie beide Merkmale aufweisen, die den *Spiraeoideae* gegenüber als abgeleitet erscheinen. Auffallenderweise stimmt hier *Prunus spinosa* mit der Untergattung *Cerasus* überein. Es wurde ferner oft hervorgehoben, daß die *Chrysobalanoideae* sich den *Prunoideae* anschließen lassen. Bedauerlicherweise konnten für erstere bisher keinerlei embryologische Angaben aufgefunden werden, so daß ein Vergleich in diesem Falle nicht möglich war. Dieser Mangel ist um so empfindlicher, als die *Chrysobalanoideae* ihrerseits wieder als Ausgangspunkt der *Leguminosae* bezeichnet wurden. Um diese Verwandtschaft auszudrücken, wurden die *Prunoideae* von denjenigen Forschern, welche die *Chrysobalanoideae* und *Spiraeoideae* an die beiden Enden des Systems stellen trotz ihrer anerkannt nahen Beziehung zu den *Spiraeoideae* der erstgenannten Unterfamilie angereiht.

Focke hat bereits darauf hingewiesen, »daß man die *Prunoideae* direkt an die *Spiraeoideae* anschließen könnte«, daß es sich aber empfiehlt, »da unmittelbar neben sie die *Chrysobalanoideae* gestellt werden müssen und diese sich in hohem Grade den Leguminosen nähern, die beiden Unterfamilien an das Ende der *Rosaceae* zu stellen«. Infolge der Mängel einer zweidimensionalen Darstellung erscheinen daher die naheverwandten *Spiraeoideae*, respektive *Pomoideae* von den *Prunoideae* vollkommen getrennt. Diese graphisch notwendige Anordnung der Unterfamilien wurde vielfach in dem Sinne falsch gedeutet, daß die *Prunoideae* nicht nur als die abgeleitetste der bisher embryologisch bearbeiteten Unterfamilien, sondern entsprechend ihrer graphischen Stellung als das letzte Endglied einer von den *Spiraeoideae* ableitbaren Entwicklungsreihe angesehen wurden, deren Übergangsglieder die anderen Unterfamilien darstellen sollen. Eine solche Deutung scheint vor allem Went dem System zu geben. Während bei der von De Candolle, Bentham und Hooker und Baillon vorgenommenen Einordnung der *Spiraeoideae* in die

Mitte der graphischen Reihe, die Gefahr dieses Mißverständnisses nicht vorhanden ist, muß bei den auf Focke's Darstellung gegründeten Systemen dieser notwendige Mangel linearer Darstellung hervorgehoben werden. Den *Spiraeoideae* wurden von De Candolle, Bentham und Hooker, ebenso wie von Baillon die *Pomoideae* angeschlossen.

Nach Focke dürften sich ebenso wie die *Pomoideae* auch die *Prunoideae* von den *Spiraeoideae* ableiten lassen. Die gemeinsame Abstammung kommt, was das hier behandelte Merkmal betrifft, in dem für diese beiden Unterfamilien in gleicher Weise charakteristischen Besitze eines Obturators zum Ausdruck, der sonst nur bei *Spiraeoideae*, jedoch niemals bei den *Rosoideae* gefunden wurde. Als wichtiges Argument für das Bestehen einer Verwandtschaft zwischen den *Pomoideae* und *Prunoideae* kann auch die Ausbildung eines hantelförmigen Embryosackes angesehen werden. Die von Went aufgestellte bestechende Hypothese einer innerhalb der *Rosaceae* von den *Spiraeoideae* zu den *Prunoideae* reichenden Entwicklungsreihe, was die Ausbildung eines hantelförmigen Embryosackes betrifft, kann daher nicht aufrecht erhalten werden. Von einer Hantelform des Embryosackes kann man nur bei den *Pomoideae* und *Prunoideae* sprechen, während den *Rosoideae*, soweit bisher beschrieben, mit Ausnahme von *Agrimonia Eupatoria*, bei welcher Gattung Went eine Spur von Verschmälerung in der Mitte des Embryosackes erwähnt, nur eine ovale Form der Makrospore aufweisen. Dieses isolierte, von Péchoutre bestätigte Auftreten einer vom Oval abweichenden Makrospore dürfte aber nicht gegen die Behauptung sprechen, daß die Ausbildung dieser Form des Embryosackes einen Beweis für das Bestehen einer Verwandtschaft der *Pomoideae* zu den *Prunoideae* bilde.

Die von Went aufgestellte Hypothese einer von den *Spiraeoideae* zu den *Prunoideae* reichenden Entwicklungsreihe in der langsamen Ausbildung eines hantelförmigen Embryosackes scheint sich daher nicht zu bestätigen. Die *Rosaceae* stellen keine einfache Entwicklungsreihe dar, sondern teilen sich von den *Spiraeoideae* aus in zwei Hauptzweige, deren einer, der die *Pomoideae* und *Prunoideae* umfaßt, durch die

beinahe allgemein verbreitete Hantelform des Embryosackes charakterisiert ist, während diese Form der Makrospore innerhalb der *Rosoideae*, die den zweiten Hauptast darstellen, nur bei einer einzigen Gattung und auch da bloß angedeutet auftritt.

Was die zweite Teilhypothese Went's einer in dieser Reihe stattfindenden langsamen Redúktion des Endosperms betrifft, so muß vor allem darauf hingewiesen werden, daß hierbei die räumliche von der zeitlichen Reduktion nicht auseinandergehalten wurde. Während Went infolge eines Beobachtungsfehlers den *Rosaceae* wohl beide Arten der Endospermreduktion zugesprochen hätte, läßt sich aus Péchoutre's eingehender Beschreibung des Endospermvorkommens bei Samenreife klar ersehen, daß die zeitliche Reduktion dieses Gewebes mit der räumlichen keineswegs parallel geht, indem einerseits Formen, die überhaupt nur mehr in einem Teile des Embryosackes zur endospermalen Wandbildung gelangen, dieses Gewebe im Reifestadium noch in großer Menge aufweisen, während es dagegen bei anderen Formen, deren ganzer Embryosack nach der Befruchtung noch zellulares Endosperm zur Ausbildung bringt, oft nur mehr in einer einzigen Schicht vorhanden ist. Jedesfalls kann man nicht von einer einzigen von den *Spiraeoideae* bis hinab zu den *Prunoideae* reichenden Reduktionsreihe sprechen. Man muß dagegen betonen, daß die *Prunoideae* wohl eine räumliche Reduktion des Endosperms auf eine obere Hälfte aufweisen, was mit der hantelförmigen Ausbildung der Makrospore und ihrer funktionellen Differenzierung im Sinne eines Haustoriums in Verbindung steht, daß aber dieses räumlich reduzierte Endosperm gerade bei ihnen eine außerordentliche Lebensdauer erreicht.

Zum Unterschiede zu den *Prunoideae* findet sich dagegen bei dem zweiten Seitenast der *Spiraeoideae*, den *Rosoideae*, wohl keine räumliche Reduktion des Endosperms, da dieses Gewebe fast ausnahmslos die ganze große Makrospore zu erfüllen scheint, dagegen, mit Ausschluß der *Kerrieae*, *Rubinae* und Dryas, eine zeitliche Reduktion desselben, so daß im Stadium der Samenreife nur mehr eine einzige Endospermschichte vorhanden ist.

Für Péchoutre, dessen vorzüglicher Untersuchung das meiste diesbezügliche Tatsachenmaterial zu danken ist, hat es sich mehr um Klarlegung der morphologischen Verhältnisse als um die aus ihnen ableitbaren Beziehungen gehandelt. Es ist daher verständlich, daß er selbst in diese Verhältnisse keinen Einblick gewonnen hat und trotz seiner Befunde noch zugestehen kann, daß man das Vorkommen von Endosperm als Zeichen von Ursprünglichkeit auffassen könne, indem er sagt: »...mais même en considérant la persistance d'un albumen comme un signe d'anciennité, la question des affinités de ces plantes est loin d'être solu«. Ein von diesem Gesichtspunkte aus vorgenommener Vergleich der beiden von den *Spiraeoideae* entspringenden Seitenäste ergibt wohl deutlich, daß der eine durch zeitliche, der andere durch räumliche Reduktion dieses Gewebes charakterisiert ist.

Focke hat die ganzen übrigen *Rosaceae*, seine *Kerrieae*, *Potentilleae*, *Cercocarpeae*, *Ulmarieae*, *Sanguisorbeae* und *Roseae* zu einer Unterfamilie, den *Rosoideae*, zusammengezogen.

Gegenüber den bisher behandelten Familien, den *Spiraeoideae*, *Pomoideae* und *Prunoideae*, ist dieser Unterfamilie das Fehlen eines Obturators, das Auftreten einer mit Ausnahme von *Agrimonia* stets ovalen Makrospore und einer sich fast über den ganzen Embryosack erstreckenden endospermalen Gewebebildung eigentümlich. Vor allem dürfte wohl in dem ausnahmslosen Fehlen eines Obturators ein charakteristischer Unterschied gegenüber den drei anderen Unterfamilien und ein weiteres Argument zugunsten dieser von Focke vorgenommenen Zusammenziehung zu sehen sein. Focke's *Neuradoideae* und *Chrysobalanoideae* konnten jedoch ebensowenig wie die *Cercocarpeae* und *Ulmarieae* in diesen Vergleich einbezogen werden, da bisher noch keine histologischen Befunde vorliegen.

Eine Betrachtung der verschiedenen Gruppen der *Rosoideae* auf Grund der hier behandelten Merkmale ergibt folgende Verhältnisse:

Die ***Kerrieae,*** von welchen *Kerria japonica* und *Rhodotypus Kerrioides* untersucht worden sind, weisen stets eine vielschichtige Epidermis am Scheitel des Nucellus und ein mehrzelliges Archespor auf, das nach oben mehrere Tapetumzellen, nach unten eine Makrosporenmutterzelle zur Ausbildung bringt, die sich entweder wie bei *Rhodotypus* zu einer vollen Tetrade oder nur zu drei, respektive zwei Makrosporen umgestaltet, deren Entwicklungsfähigkeit nicht nur auf die unterste beschränkt ist. Die Integumente sind entweder in ihrer ganzen Länge oder nur in ihrem unteren Teile verwachsen und stets aus zwei, respektive vier Schichten aufgebaut. Das Endosperm, das hier wie bei allen *Rosaceae* zuerst als nuclearer Wandbelag auftritt, erscheint später im ganzen Embryosack als Gewebe ausgebildet und ist noch im Reifestadium bis zu einer Mächtigkeit von zwanzig Schichten erhalten. Der Nucellus fehlt zu diesem Zeitpunkte dagegen vollkommen. Der Suspensor ist kurz. Die Lage der Samenanlage ist semianatrop.

Die Einordnung der *Kerrieae* im System ist verschieden vorgenommen worden. Während De Candolle, Bentham und Hooker und Baillon sie als Gattungen den *Spireae* einreihten, haben Gray und Maximowicz sie zu den *Rubeae*, Focke, Wettstein und Ascherson-Gräbner als eigene Gruppe zu den *Rosoideae* gestellt. Focke hat ferner insbesondere die Ähnlichkeit ihrer Frucht und ihres Habitus mit den *Rubus*-Arten hervorgehoben. Weiterhin ist auch auf ihre nähere Beziehung zu den *Pomoideae* und *Prunoideae* hingedeutet worden, welch letzteren Prodinger insbesondere *Rhodotypus* eingereiht sehen will.

Ein Vergleich dieser auf Grund anderer Merkmale aufgestellten Beziehungen mit den Verhältnissen, wie sie sich auf Grund der embryologischen Merkmale ergeben, zeigt, daß sich die *Kerrieae* von den *Spiraeoideae* durch ihren Endospermgehalt bei Samenreife ganz außerordentlich unterscheiden. Sie stehen hier mit ihrem bis zu zwanzig Schichten mächtigem Gewebe Formen gegenüber, die ausnahmslos nur eine einzige Zellschichte aufweisen. Der Suspensor, der bei den *Spiraeoideae* fadenförmig ist, erscheint bei ihnen nur kurz. Da die

Spiraeoideae sowohl Formen mit konkreszenten als auch mit freien Integumenten umfassen, da sie ferner Formen mit oder ohne Obturator einschließen, so läßt sich auf Grund dieser Merkmale, da über den näheren Übergangspunkt keine Vermutungen vorliegen, nichts über den Verwandtschaftsgrad der *Spiraeoideae* oder *Kerrieae* aussagen. Gegen eine zu nahe Einordnung dürften jedoch die erwähnten Endospermverhältnisse genügend deutlich sprechen. Ein Vergleich der *Kerrieae* mit den *Rubinae* ergibt vor allem eine Übereinstimmung in der Ausbildung zahlreicher Endospermschichten bei Samenreife, ferner im gemeinsamen Besitz zweier konkreszenter Integumente von gleicher Schichtenzahl. In der Suspensorform zeigt sich dagegen eine Verschiedenheit, indem die *Kerrieae* allein unter allen *Rosoideae* einen ebenso kurzen Suspensor wie die *Pomoideae* und *Prunoideae* aufweisen. Es muß wohl besonders hervorgehoben werden, daß die *Kerrieae*, was den Besitz einer größeren Zahl von Endospermschichten im Reifestadium betrifft, sich unter den *Rosoideae* den *Rubineae* und *Dryas* am nächsten anschließen, die ebenfalls eine gegenüber den Verhältnissen bei den *Spiraeoideae* wohl als abgeleitet erscheinende Vermehrung dieses Gewebes im Reifestadium aufweisen. Dasselbe erscheint jedoch bei den *Kerrieae* am stärksten entwickelt, was wohl hervorgehoben werden muß. Einer Einordnung der *Kerrieae* zu den *Pomoideae*, respektive zu den *Prunoideae* dürfte das Fehlen eines Obturators und die ovale Form des Embryosackes widersprechen. Trotzdem muß diese Gruppe der *Rosoideae* bei einer polyphyletischen Entwicklung einen den *Pomoideae*, respektive den *Prunoideae* sehr benachbarten Ausgangspunkt, im Falle der monophyletischen Entwicklung dieser Unterfamilie eine den *Pomoideae* und *Prunoideae* entsprechende Entwicklung aufweisen.

Den *Kerrieae* dürften die ***Dryadeae*** besonders nahe stehen, insbesondere wenn es auf Grund anderer Merkmale zulässig erscheint, die mit Rücksicht auf die embryologischen Merkmale vorgenommene Ausschaltung der Gattung *Geum* durchzuführen. Jedesfalls zeigt *Dryas*, wenn die Gattung auch bisher nur in sehr wenigen Merkmalen untersucht ist, doch sehr auffallende Abweichungen von *Geum*. Während nämlich

Dryas zwei freie Integumente ausbildet und bei Samenreife noch sieben bis acht Endospermschichten führt, gelangt bei *Geum* nur eines der beiden, nämlich das äußere Integument zur Entwicklung und ist ferner bei Samenreife nur mehr eine einzige Endospermschichte vorhanden. In diesen Merkmalen schließt sich *Geum* an *Fragaria* und *Potentilla* vollkommen an.

Ein Vergleich der diesen beiden Gattungen auf Grund anderer Merkmale zugesprochenen systematischen Stellung zeigt, daß sie häufig mit *Rubus, Potentilla* und *Fragaria* vereinigt worden sind. Während sie von De Candolle mit diesen Gattungen und einigen anderen als *Dryadeae*, von Baillon als *Fragarieae* zusammengefaßt wurden, stellten Bentham und Hooker sie direkt zu ihren *Potentilleae*, ebenso schließt Focke's Gruppe der *Potentilleae* sie näher mit *Rubus, Fragaria* und *Potentilla* zusammen. Gegenüber dieser Einordnung der *Dryadeae* in die Mitte der *Rosoideae* wollen Prodinger und Protits sie an den Anfang der *Rosaceae*, etwa zu den *Kerrieae* gestellt sehen.

Auf Grund der embryologischen Merkmale möchte man vermuten, daß *Dryas* als selbständige Gruppe in die Nähe der *Kerrieae* oder *Rubineae* zu stellen sei, daß aber *Geum* aus der Gruppe der *Dryadineae* herausgenommen und den *Potentillinae* eingereiht werden müßte. Während *Dryas* ebenso wie *Kerria* und *Rubus* im Reifestadium eine größere Anzahl von Endospermschichten aufweist, dagegen durch den Besitz zweier freier Integumente ausgezeichnet ist, schließt *Geum* sich in der Ausbildung eines einzigen vierschichtigen Integumentes, im Vorkommen einer einzigen Endospermschichte bei Samenreife, ferner in der Rückbildung der Makrosporenzahl und im Besitz eines fadenförmigen Suspensors den *Potentilleae* vollkommen an. Was die beiden letztgenannten Merkmale betrifft, liegen für *Dryas* noch keine Befunde vor. Es wäre daher auf Grund der hier behandelten Merkmale am wahrscheinlichsten, daß *Dryas*, wie es bereits Prodinger und Protits vermutet haben, eine selbständigere Stellung in der Nähe der *Kerrieae* und ferner in der Nachbarschaft der *Rubinae* zukommt. Diese beiden Gruppen stimmen mit *Dryas* im

Besitz einer größeren Zahl von Endospermschichten bei Samenreife überein. Dagegen sollte *Geum* auf Grund dieser Merkmale zu den *Potentilleae* gestellt und diese Gruppe selbst von den anderen etwas weiter entfernt werden.

Eine Zusammenfassung der *Rubinae, Dryadinae* und *Potentillinae* zu den *Potentilleae* erscheint wohl nicht berechtigt, da die letztgenannte Gruppe sich von den beiden anderen wohl weiter entfernen dürfte als diese selbst von den *Roseae*, respektive den *Sanguisorbeae.* Wenn eine Trennung von *Geum* und *Dryas* auf Grund anderer Merkmale nicht geraten erscheint, so dürfte *Geum* jedesfalls das Übergangsglied zu den *Potentilleae* darstellen.

Der Gattung *Dryas* schließen sich, was den Endospermgehalt bei Samenreife betrifft, die ***Rubinae*** an. Diese sind aber von ihr ebenso wie die meisten anderen *Rosaceae* durch die Ausbildung zweier konkreszenter Integumente verschieden. Die *Rubinae* entwickeln ferner aus der Makrosporenmutterzelle eine Tetrade, aus deren unterster Makrospore der Embryosack hervorgeht. Im Gegensatz zu den *Kerrieae* besitzen sie gleich den anderen *Rosaceae* einen fadenförmigen Suspensor.

Die systematische Stellung der Gattung *Rubus* hat vielfach gewechselt. Während sie von De Candolle gemeinsam mit *Dryas, Geum, Fragaria* und *Potentilla* als Gattung zu den *Dryadeae*, von Baillon zu den *Fragarieae* gestellt worden ist, hat Focke sie als eigene Gruppe den *Potentilleae* eingeordnet, von Bentham und Hooker wurden sie sogar zu einer eigenen Familie erhoben. Péchoutre hat in dieser Frage bereits Stellung genommen, indem er sagt: »La tribu des Rubées, longtemps confondue avec celle des Potentillées se distingue surtout de cette dernière par le présence de deux ovules dans chaque carpelle et par les fruit formé d'un nombre variable de drupes. L'organisation de l'ovule et de la graine est favorable à l'autonomie de cette tribu.«

Von all diesen Forschern wurden die *Rubinae* auf diese Weise in die Nachbarschaft von *Potentilla, Dryas* und *Geum* gestellt, auf Grund der embryologischen Verhältnisse dürfte dagegen nur eine Beziehung zu *Dryas* bestehen, da *Rubus*

sich von *Geum* ebenso wie von *Fragaria* und *Potentilla* durch den Besitz zweier Integumente, einer vollständigen Tetrade und mehrerer Endospermschichten bei Samenreife auffallend unterscheidet. Ob eine nähere Vereinigung von *Rubus* mit *Dryas* als Gattungen im Sinne De Candolle's und Baillon's oder im Sinne Focke's als Gruppen vorzunehmen sei, kann auf Grund so weniger Merkmale nicht beurteilt werden, jedesfalls ist es wohl angezeigt, darauf hinzuweisen, daß die *Potentilleae* Focke's ebenso wie die *Dryadeae* De Candolle's und die *Fragarieae* Baillon's embryologisch so verschiedenartige Elemente umfassen, daß eine solche Zusammenziehung wohl kaum berechtigt erscheint.

Focke hat ferner ebenso wie Bouygues auf die nahe Verwandtschaft der *Rubinae* mit den *Roseae* hingewiesen. Die beiden Formenreihen stimmen in der Ausbildung der Integumente und des Suspensors überein, zeigen sich aber, was den Endospermgehalt bei Reife betrifft, verschieden, da die *Roseae* sich in dieser Hinsicht den naheverwandten *Sanguisorbeae*, die *Rubinae* dagegen den *Kerrieae* und *Dryas* anschließen lassen. Wenn man der Frage nähertreten wollte, ob für die *Rubi*, wie Focke vermutet, auch wirklich ein polyphyletischer Ursprung anzunehmen ist, so müßte erst eine außerordentlich große Formenreihe untersucht werden. Dies ist jedoch Aufgabe einer eigenen Spezialuntersuchung.

Die ***Roseae*** entwickeln stets zwei konkreszente Integumente mit der gleichen Schichtenzahl wie die verwandten Gruppen. Sie schließen sich ferner auch in der Ausbildung des Suspensors der Mehrzahl der *Rosoideae* an und stimmen im Endospermgehalt des Reifestadiums mit den *Sanguisorbeae* und *Potentilleae* überein. Auffallend erscheint dagegen die bei ihnen beobachtete Vermehrung der Makrosporen auf fünf oder sechs und die erhöhte Aktivität derselben, indem jede von ihnen, auch die oberste, die Fähigkeit hat, sich zum Embryosacke umzubilden, ein Verhalten, das sonst, wie Péchoutre hervorhebt, nur noch den *Kerrieae* eigentümlich ist. Mit dieser Vermehrung der Makrosporenzahl geht auch sonst eine besondere Verstärkung der Kalotte parallel.

Die *Roseae* sind von De Candolle, Bentham und Hooker sowie Baillon als eigene Unterfamilie bezeichnet, von Focke sowie von Ascherson und Gräbner als Gruppe den *Rosoideae* eingereiht, von allen Forschern jedoch in die unmittelbare Nähe der *Sanguisorbeae* gestellt worden. Mit diesen zeigen sie auch bezüglich der hier behandelten Merkmale eine auffallende Übereinstimmung, da beide zwei konkreszente Integumente gleicher Dicke, eine einzige Endospermschichte im Reifestadium und einen fadenförmigen Suspensor aufweisen; auch den *Sanguisorbeae* gegenüber erscheint die starke Vermehrung der Kalotte und der Makrosporen und die erhöhte Aktivität derselben als selbständig erworbenes Merkmal. Focke hat ferner auch auf die nahen Beziehungen von *Rubus* und *Rosa* hingewiesen, die eine Abstammung von naheverwandten Vorfahren wahrscheinlich machen.

Was die hier betrachteten Merkmale betrifft, so zeigt sich im Endospermgehalt bei Reife zwischen *Rubus* und *Rosa* ein bedeutender Unterschied, da die *Rubinae* sich in dieser Hinsicht an *Dryas* und *Kerria*, *Rosa* dagegen den *Sanguisorbeae* anschließt. Doch steht dies der Annahme eines gemeinsamen Entwicklungspunktes nicht entgegen.

Den ***Sanguisorbeae*** gehören von embryologisch untersuchten Formen *Agrimonia, Sanguisorba, Poterium* und *Alchimilla* an. Von diesen bringt bloß *Alchimilla* nur ein einziges, nämlich das vierschichtige äußere Integument zur Entwicklung, während die anderen dagegen zwei konkreszente Integumente aufweisen, deren äußeres vier, deren inneres zwei bis vier Schichten umfaßt. Die *Sanguisorbeae* bringen ferner, mit Ausnahme der Gattung *Alchimilla*, die nur drei Makrosporen besitzt, eine volle Tetrade zur Ausbildung. Sie führen bei Samenreife nur eine einzige Endospermschichte, weisen einen fadenförmigen Suspensor und, mit Ausnahme der semianatropen Samenanlage von *Alchimilla*, eine anatrope Orientierung auf.

Die hier behandelten Formen sind von De Candolle als *Sanguisorbeae*, von Bentham und Hooker als *Poterieae*, von Baillon als *Agrimoninae* zu einer Unterfamilie vereinigt, von Focke als Gruppe seinen *Rosoideae* eingereiht worden. Während diese Verwandtschaft jedoch in der Keimpflanze von

Agrimonia und *Sanguisorba* zum Ausdrucke kommt, schließt sich *Alchimilla*, die mit den genannten Formen, nach Focke, wegen des Blütenbaues in naturwidrige Beziehungen gebracht wurde, in der Keimpflanze an *Potentilla* an. Den Potentilleen wurde *Alchimilla* von Hallier und Roeper auch tatsächlich angeschlossen, während Maximowicz sie als Mittelform zwischen die *Sanguisorbeae* und *Potentilleae* stellt. In embryologischer Hinsicht schließt sich *Alchimilla* an *Potentilla* und *Fragaria* vollkommen an. Sie bringt ebenso wie diese Gattungen nur drei Makrosporen zur Entwicklung, besitzt nur das äußere vierschichtige Integument und weist wie diese eine Abweichung von der anatropen Lage auf. Auf Grund der hier behandelten embryologischen Verhältnisse erscheint es daher angezeigt, die Gattung *Alchimilla* von den *Sanguisorbeae* zu den *Potentilleae* zu stellen.

Sollten jedoch die morphologischen Verhältnisse einer solchen Einordnung nicht günstig sein, so muß ihr jedenfalls im Sinne Maximowicz' eine Zwischenstellung zwischen diesen beiden Gruppen zugewiesen werden. Die *Potentilleae*, die sich auch nach Focke von den *Sanguisorbeae* ableiten lassen, würden daher an *Alchimilla* anzuschließen sein. Eine Auffassung der Gattung *Alchimilla* als eigene Familie, wie sie von Lindley ausgesprochen worden ist, erscheint dagegen nicht geboten, da sie sich in embryologischer Hinsicht, was die hier behandelten Merkmale betrifft, den *Potentilleae* vollkommen anschließt. Die *Sanguisorbeae* sind ferner stets in die unmittelbare Nachbarschaft der *Roseae* gestellt worden. Diese Verwandtschaft kommt auch embryologisch zum Ausdruck, da die Roseen bis auf die außerordentliche Förderung der Kalotte, die Makrosporenzahl und ihre Teilungsfähigkeit mit den *Sanguisorbeae* vollkommen übereinstimmen. Wenn sich die *Roseae* an die *Sanguisorbeae* anschließen sollten, so müssen sie jedesfalls in ihrer Entwicklung von den *Potentilleae* bedeutend abweichen, sie müßten gleichsam in einer anderen Richtung abgezweigt sein.

Die ***Potentilleae*** Focke's bestehen aus drei gleichwertigen Untergruppen: den *Rubinae*, *Potentillinae* und *Dryadinae*. Das System Ascherson und Gräbner's faßt die

Potentillinae und *Dryadinae* etwas näher zusammen und stellt sie den *Rubinae* gegenüber. In eine analoge Beziehung wurden *Potentilla* und *Fragaria* auch schon früher zu *Rubus*, *Dryas* und *Geum* gesetzt, da sie mit diesen zusammen die *Dryadeae* De Candolle's und die *Fragariae* Baillon's bilden. *Dryas*, *Geum*, *Potentilla* und *Fragaria* sind auch von Bentham und Hooker als *Potentilleae* zusammengefaßt worden. Péchoutre hat bereits darauf hingewiesen, daß »La tribu des Potentillées, en eu exclusant les Rubées et en n'y laissant parmi les genres les plus communs que les *Geum*, les *Dryas*, les *Fragaria* et les *Potentilla*, reste encore une tribu hétérogène. L'ovule et la graine présentent des variations qui portent sur le nombre des enveloppes ovulaires, sur la conformation du tégument séminal et sur l'abondance de l'albumen qui persiste à la maturité.«

Ein Vergleich der hier betrachteten embryologischen Merkmale zeigt, daß *Fragaria* und *Potentilla* in der Ausbildung eines einzigen Integumentes, einer einzigen Endospermschicht bei Samenreife und einer von der Anatropie etwas abweichenden Orientierung der Samenanlage übereinstimmen. Für *Fragaria* ist ferner die Beschränkung der Makrosporenzahl auf drei festgestellt worden, von welchen zumeist die unterste, aber auch jede andere sich zum Embryosack entwickeln können. In all diesen Merkmalen stimmt *Fragaria* mit *Geum* vollkommen überein. Beide zeigen die Dreizahl der Makrosporen mit den gleichen Entwicklungstendenzen, ferner die Reduktion der zwei Integumente anderer *Rosoideae* auf das vierschichtige äußere Integument, das Vorkommen einer einzigen Endospermschicht bei Reife und den Besitz eines fadenförmigen Suspensors; nur in der Orientierung der Samenanlage zeigt sich zwischen ihnen insofern ein Unterschied, als dieselbe bei *Geum* rein anatrop, bei *Fragaria* semianatrop ausgebildet ist. Die große Übereinstimmung in der Samenanlage von *Geum* und *Fragaria* dürfte insbesondere wegen der bedeutenden Unterschiede, die sich zwischen *Dryas* und *Geum* ergaben, sehr auffallend erscheinen. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß wir es nicht mit einer Verwandtschaft

der *Potentillinae* mit den *Dryadinae*, sondern nur um eine Verwandtschaft der *Potentillinae* mit *Geum* zu tun haben und daß diese Gattung den *Potentillinae* einzureihen sei.

Wenn der im Vorstehenden gegebenen Darstellung entsprechend tatsächlich eine Einordnung der Gattung *Alchimilla* vorgenommen werden könnte, so würden alle *Potentillinae* durch die Reduktion der beiden Integumente auf das vierschichtige äußere Integument, ferner durch die sonst nur bei den *Kerrieae* unter den *Rosoideae* beobachtete Beschränkung der Makrosporenzahl auf drei gekennzeichnet sein und auch sonst als eine sehr einheitliche Gruppe erscheinen. Wie immer man jedoch die *Potentillinae* begrenzen mag, ob man *Geum* und *Alchimilla*, wie sich auf Grund der embryologischen Merkmale zu ergeben scheint, einbezieht oder ob man gegen die Einbeziehung dieser Gattungen Stellung nimmt, so scheint eine nahe Vereinigung derselben mit den Rubineen, wie sie insbesondere Focke, aber doch auch Ascherson und Gräbner noch vornehmen, nicht geboten. Die *Potentilleae* dürften wohl einen von den anderen Gruppen abweichenden Seitenzweig darstellen. Eine Klärung dieser Verhältnisse wird jedoch erst dann angestrebt werden können, wenn es sich auf Grund anderer Merkmale ergeben hat, ob man berechtigt ist, ihnen *Geum* und *Alchimilla* einzureihen oder nicht. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß innerhalb der *Potentilleae* die *Potentillinae* und *Geum*, was die hier behandelten embryologischen Merkmale betrifft, von den übrigen Gliedern der Gruppe, den *Rubinae* und *Dryas*, stärker abweichen als die *Rubinae* und *Dryas* ihrerseits von den anderen *Rosoideae*, so daß eine solche nahe Zusammenfassung daher nicht als natürlich erscheint.

Hauptergebnis.

Der vorliegende Vergleich mehrerer embryologischer Merkmale läßt erkennen, daß die *Rosaceae* keine einheitliche Entwicklungsreihe darstellen, sondern daß von den *Spiraeoideae* zwei Hauptäste ent-

springen, deren einer die *Pomoideae* und *Prunoideae*, deren anderer die *Rosoideae* umfaßt.

Dies kommt vor allem darin zum Ausdruck, daß bei einzelnen *Spiraeoideae* ebenso wie bei allen *Pomoideae* und *Prunoideae* ein Obturator vorhanden ist, während dieses Organ allen *Rosoideae*, mit Einschluß der *Kerrieae*, fehlt.

Für die *Pomoideae* und *Prunoideae* ist ferner auch eine ganz besondere Weiterentwicklung der Makrospore im Sinne eines Haustoriums charakteristisch, was einerseits in der Ausbildung der Hantelform andrerseits in einer mit der funktionellen Differenzierung der Makrospore zusammenhängenden Reduktion der endospermalen Gewebebildung zum Ausdruck kommt. Was die Ausbildung dieses Merkmals betrifft, nehmen die *Prunoideae* die extremere Stellung ein und scheinen sich von den *Rosoideae* weiter zu entfernen, während die *Pomoideae* ihrerseits wieder durch das Vorkommen von Nucellusresten im Reifestadium von den *Rosoideae* abweichen.

Über die Ursprungsstelle der *Pomoideae*, respektive *Prunoideae* kann auf Grund der hier behandelten Merkmale noch nichts ausgesagt werden. Der vermuteten Angliederung derselben an die *Quillajeae* steht nichts im Wege, da dieselben ebenso wie die *Pomoideae* zwei freie Integumente aufweisen und die Konkreszenz bei den *Prunoideae* einer Weiterentwicklung im Sinne der allgemeinen Entwicklungstendenz entspricht. Innerhalb der *Prunoideae* scheinen sich zwei Gruppen ausgebildet zu haben, die Parallelreihen darstellen dürften, *Prunus Armeniaca*, *Persica* und *communis* einerseits, *Prunus Cerasus*, *spinosa*, *Mahaleb* und *avium* andrerseits, welch letztere Gruppe den *Kerrieae* näherstehen dürften.

Was die *Rosoideae* betrifft, so kommt ihre Zusammengehörigkeit in dem Fehlen eines Obturators und in der Ausbildung eines ovalen Embryosackes zum Ausdrucke. Ob wir es bei ihnen mit einer ursprünglich mono- oder polyphyletischen Entwick-

lung zu tun haben, läßt sich nicht bestimmen. Während die *Kerrieae*, *Dryas*, die *Rubinae* und *Sanguisorbeae* Parallelreihen darstellen dürften, erscheinen die *Rosaceae* als ein etwa zwischen den *Sanguisorbeae* und *Rubinae* entspringender, die *Potentilleae* als ein von den *Sanguisorbeae* ausgehender isolierter Seitenzweig.

Den *Prunoideae* am nächsten dürften aus den Gruppen dieser Unterfamilie die *Kerrieae* stehen, an diese scheinen sich *Dryas* und die *Rubinae* anzuschließen, da sie allein bei Samenreife noch mehrere Endospermschichten besitzen. Den *Rubinae* benachbart dürften die *Roseae* und *Sanguisorbeae* stehen, die ihrerseits in der Ausbildung der Integumente und des Endosperms im Reifestadium übereinstimmen. Den *Sanguisorbeae* scheinen sich die *Potentilleae* anzuschließen, die durch Ausbildung eines einzigen Integumentes als abgeleitet charakterisiert sind und sich von ihnen durch die Reduktion der Makrosporen und häufig auch durch die Orientierung der Samenanlage unterscheiden. Dieser Gruppe der *Potentilleae* dürften *Geum* und *Alchimilla*, vor allem, weil sie beide nur das äußere Integument entwickeln, einzuordnen sein. Auch in der Reduktion der Makrosporen und in dem Besitz einer geringen Endospermmenge im Reifestadium schließen sie sich den *Potentilleae* an. Sollte der Vergleich anderer Merkmale dieser Einordnung von *Alchimilla* nicht günstig sein, so müßte diese Gattung als Übergangsglied von den *Sanguisorbeae* zu den von ihnen abzweigenden *Potentilleae* aufgefaßt werden. Dagegen würde es wohl größere Schwierigkeiten bereiten, die große Verschiedenheit von *Dryas* und *Geum* einerseits, die Übereinstimmung von *Geum* mit den *Potentilleae* andrerseits zu erklären, wenn eine Einordnung der Gattung in diese Gruppe sich auf Grund anderer Befunde als unzulässig erweisen sollte.

Es sei mir an dieser Stelle noch gestattet, Herrn Privatdozenten Dr. Erwin Janchen für seine die Nomenklatur betreffenden Aufklärungen zu danken.

Literaturverzeichnis.

I. Spezielle Literatur der *Rosaceae*.

Albanese N., Ein neuer Fall von Endotropismus des Pollenschlauches und abnormer Embryosackentwicklung bei *Sibbaldia procumbens*. Diese Sitzungsber., 1904.

Ascherson P. und Gräbner P., Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. 6, I, 1900 bis 1905.

Bentham G. und Hooker J. D., Genera plantarum. Vol. prim. London 1862 bis 1867.

Bouygues X., Note sur l'anatomie de la tige etc. des Rubées et des Rosées. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux, VI, T. 5, 1900.

Burgerstein A., Zur Kenntnis der Holzstruktur der Pomaceen. Diese Sitzungsber., Bd. CVII, 1898.

Candolle, De, A., Prodromus System. Nat. Regni veget. Pars II, 1875.

Fischer A., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschrift für Naturwiss., VII, 1880.

Focke W. O., Engler und Prantl, III, 3, 1888. Nachtrag III, p. 143.

— Die Keimung von *Kerria* und natürliche Gruppe der *Kerrieae*. Abhandlungen, herausgegeben vom Naturwiss. Verein zu Bremen. Bd. XII, 1893.

— Über die Keimpflanzen der Stein- und Kernobstgewächse. Abhandlungen, herausgegeben vom Naturwiss. Verein zu Bremen. Bd. XVI, 1900.

— Species Ruborum. Bibliotheca botanica. Pars I, 1910.

Folgner V., Beiträge zur Systematik und pflanzengeographischen Verbreitung der Pomaceen. Österr. Bot. Zeit. 1897, XLVII, 47.

Guignard L., Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot., VI, T. 13, 1882.

Hofmeister W., Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot., I, 1858.

Jönsson B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Lunds Univ. Årsskrift, 1879.

Köhne E., Die Gattungen der Pomaceen. Berlin 1890.

Maximowicz C. J., Adnotationes de Spiraeaceis. Acta Horti Petropolitani, 1879.

Murbeck S., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskrift, 36, 1901.

— Über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchemilla arvensis* und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Univ. Årsskrift, 36, 1901.

— Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskritt, 38, 1902.

Osterwalder A., Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landwirtschaftl. Jahrbücher, XXXIX, 1910.

Péchoutre M. F., Développement du tégument de l'ovule et de la graine du *Geum urbanum*. Journ. de Botan., XV, 1901.

— Contribution à l'étude de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. Sci. Nat. Botan., VIII, T. XVI, 1902.

Prodinger M., Das Periderm der Rosaceen in systematischer Beziehung. Denkschiften der Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien, 1909.

Strasburger E., Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879.

— Die Apogamie der Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Bot., 41, 1904.

Tieghem, Van, P., Structure de quelques ovules et part qu'on peut en tirer. Journ. de Bot., XII, 1898.

Vesque J., Développement du sac embryonaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. Sci. Nat. Botan., VI, T. 6, 1878.

Warming E., De l'ovule. Ann. Sci. Nat. Botan., VI, T. 5, 1877.

Webb J. E., A morphological Study of the Flower and Embryo of *Spiraea*. Bot. Gaz., 33, 1902.

Went F. A. F. C., Forme du sac embryonnaire des Rosacées. Ann. Sci. Nat. Botan., VII, T. 6, 1887.

Wettstein R. v., Handbuch der systematischen Botanik, 1911.

Allgemeine Literatur und Literatur der *Rosales*.

Baillon M. H., Histoire des plantes, 1880.

Bennett A., Note on the structure and affinities of *Parnassia pallustris*. Journ. of the Linnean Soc., XI, 1871.

Barthélemy A., Du développement de l'embryon dans le *Nelumbium speciosum* et de sa germination. Rev. Sci. Nat., 5, 1876.

Chalon J., La graine des Légumineuses, 1875.

Chodat R., Sur l'embryogénie de *Parnassia pallustris*. Soc. phys. et d'hist. nat., XXI, 1906.

— Principes de Botanique, 1907.

Clos M. D., Interprétation des parties germinatives du *Trapa natans*, de quelques Guttifères et des *Nelumbium*. Bull. de Soc. bot. de France, 38, 1891.

Conard H. S., Note on the Embryo of *Nymphaea*. Science, 15, 1902.

Cook M. T., Development of the Embryo-sac and Embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. Bull. Torr. Bot. Club, 29, 1902.

— The Embryogeny of some Cuban *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., 42, 1906.

— Notes on the Embryology of the *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., 48, 1909.

Coulter et Chamberlain, Morphology of Angiosperms. New-York—London 1903.

Eichinger A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium*. Mitteil. der Bair. Bot. Ges. zur Erforschung der heimischen Flora, 1907.

— Beitrag zur Kenntnis und systematischen Stellung der Gattung *Parnassia*. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, 23/2, 1908.